Capitel V.

Nerv und Muskelfaser.

Von

W. Kühne.

Durch die Nerven beherrschen wir unsere Muskeln, nur durch der Nerven Bahn erzeugt der Wille die Verkürzung und deshalb fragen wir: wie endet der Nerv im Muskel? Lange bevor Instrumente und Methoden Aussicht auf Antwort boten, hat sich die Forschung auf diese Frage gerichtet: immer neue und immer wieder vergebliche Versuche. Wir glauben heute die Berührung der contractilen Substanz mit der nervösen zu sehen und wissen doch nicht, ob weitere Vervollkommnung der Beobachtungsmittel nicht als Täuschung aufdeckt, was für Gewissheit genommen. Dennoch ist die Arbeit unerlässlich, sie wird forthämmern, bis auch auf dem Gebiete der Morphologie die Stunde geschlagen, wo Maass und Gesetz zum letzten Ausdrucke der Erkenntniss geworden.

Fruchtlos blieben bis zum Jahre 1840 alle Versuche die letzte Endigung des motorischen Nerven zu ergründen. Die Annahme schlingenförmiger Enden im Muskel ist nur als Ausdruck der Rathlosigkeit zu betrachten über die Unmöglichkeit den Nerven im Muskel mit hinreichender Deutlichkeit zu verfolgen. Da plötzlich und zufällig entdeckt ein vorurtheilsfreier Beobachter bei der Untersuchung des seltsamen kleinen Bärthierchens nahezu Alles, was wir heute von dem motorischen Nervenende kennen. Doyère entdeckte 1840, dass der Nerv sich mittelst einer conischen Anschwellung an die Muskelfaser anlegt. Beide Gebilde sind bei dem Bärthierchen hüllenlos, nervöse und contractile Substanz berührten sich also direkt.

Die Doyère'sche Beobachtung wurde lange verkannt, sie musste zurückstehen hinter der Theilnahme, welche Ernst Brücke's und Joh. Müller's Entdeckung fand, dass die Nervenprimitivfasern zwischen den Muskelfasern Theilungen eingehen, und wurde vollends ganz vergessen, als R. Wagner mit richtigem Takte die Nerventheilungen, welche überhaupt zuerst Savi am elektrischen Organe des Zitterrochen erkannt hatte, als ein Factum von allgemei-

ner Bedeutung an allen peripherisch wirkenden Nerven zur Geltung zu bringen suchte. Nun erst wurde verständlich, dass eine so geringe Anzahl von Nervenfasern, wie sie der zu den Muskeln gehende Nerv zu enthalten pflegt, eine so viel grössere Zahl von Muskelfasern zu beeinflussen vermöge. In einer fleissigen Arbeit zeigte Reichert, dass der Brusthautmuskel des Frosches von etwa 160 Muskelfasern nur 6—7 Nervenprimitivröhren erhält, aber das Verhältniss blieb verständlich, weil noch weit mehr, nahe an 300 durch die Theilung entstandene Endfäserchen nachgewiesen werden konnten. Alle diese Untersuchungen beschäftigten sich indess nicht oder kaum mit der Frage nach der eigentlichen Endigung, wohl aber mit der nach der Vertheilung der Nervenfasern zwischen den Muskelbündeln. Die letztere liegt dem vorliegenden Gegenstande ferner, wir beschränken uns daher auf das Wesentliche.

Bei der Betrachtung dünner, durchsichtiger Muskeln oder flach abgeschnittener Muskelstücken sieht man sowohl gröbere wie feinere Nervenstämmchen selten parallel zur Faserrichtung des Muskels verlaufen, oft senkrecht oder nahezu unter rechtem Winkel auf dieselbe gerichtet. Besonders gilt dies für vereinzelte Nervenfasern und für fast alle dem Ende nahen Strecken. Die Muskeln der verschiedenen Thiere, ebenso die verschiedenen Muskeln desselben Thieres sind sehr ungleich mit Nerven versorgt. Bei einzelnen niederen Thieren (Bowerbankia) scheint der Muskel genau so viel Nerven- als Muskelfasern zu erhalten, bei anderen überraschend wenige, besonders bei den Fischen, während bei den Warmblütern gerade wie an den Augenmuskeln sämmtlicher Thiere vielleicht wenig mehr Muskelfasern als Nervenprimitivröhren vorhanden sind. Geht man von der Behauptung aus, dass jede Muskelfaser mindestens eine Nervenfaser, wenn auch nur eine durch Theilung entstandene, erhalten müsse, so wird es begreiflich, dass die durch sehnige Inscriptionen so vielfach abgetheilte Muskulatur der Fische, die wegen der Kürze ihrer Fasern im gleichen Volumen ausserordentlich vielmehr einzeln zu versorgende Muskelfasern enthält, als die langfasrigen Muskeln der meisten anderen Geschöpfe, nur eine geringere Anzahl von Nervenprimitivfasern erhalten kann. Der Fisch würde einen mächtigen Ballast von Nerven zu tragen haben, wenn das Verhältniss bei ihm wie bei den Säugern wäre. Man findet dafür aber nirgends so leicht und so viele Theilungen der Nervenprimitivfasern wie in den Fischmuskeln. Die grosse relative Nervenzahl in den Augenmuskeln, annähernd auch in allen Muskeln der Säuger und, wie es scheint, besonders des Menschen enthält wichtige Winke für die genaue Regulirung ihrer Bewegungen, denn die ungemein feine Einstellung der Augenmuskeln wäre unerreichbar, wenn die Erregung einer Nervenfaser gleich die einer grossen Anzahl von Muskelfasern, wie beim Frosch und noch mehr bei den Fischen, zur Folge hätte. Hinsichtlich der allgemeinen Nervenverbreitung sei hier auch des oft berührten Factums gedacht, dass in jedem Muskel grosse Strecken vorkommen, wo keine Nerven anzutreffen sind, und dass namentlich die Enden in beträchtlicher Ausdehnung nervenfrei zu sein pflegen. Zum

Studium der Nerventheilung eignen sich am besten der Brusthautmuskel, der Sartorius, die Augen- und Zehenmuskeln, auch der M. hyoglossus des Frosches, ferner die Augenmuskeln der Fische, unter den Säugern der Katze und vor Allem die dünnen Muskeln der Schlange, welche von der Wirbelsäule zur Haut gehen. Man untersucht dieselben im Zustande des Ueberlebens ohne Zusatz, nur durch ein Deckglas abgeplattet, oder nach der Aufhellung mittelst HCl von 0,1 pCt.

Nachdem Doyère's Entdeckung den Zusammenhang hüllenloser Nerven mit ebenfalls nackten Muskelbändern erwiesen hatte, konnte schon aus rein morphologischen Gesichtspunkten die Frage entstehen, ob die quergestreiften und von Sarkolemma überzogenen Muskeln, zu denen nie andere als mit Scheiden umhüllte Nervenfasern gehen, nicht irgendwo den Nerven durch die Membran hindurchtreten liessen. Noch dringender wurde die Hypothese vom Uebergange der Schwann'schen Scheide in das Sarkolemma, mit andern Worten des Durchtritts der Nervenfaser bis unmittelbar an den contractilen Inhalt des Sarkolemm's von der Physiologie aufgeworfen und an der Hand derselben auch in der That Dasjenige festgestellt, was seit Doyère Neues über die motorische Nervenendigung gefunden worden.

Wir beginnen mit den quergestreiften Muskeln, in der Darstellung von den niederen zu den höheren Thieren fortschreitend, und indem wir einstweilen das Verhalten bei den ungestreiften und den noch unvollkommen bekannten scheinbar glatten Muskeln der Würmer und noch tiefer stehenden Evertebraten bei Seite lassen.

Die Nervenendigung bei den wirbellosen Thieren. Die gestreiften Muskeln der Arthropoden sind allseitig geschlossene cylindrische Sarkolemmschläuche, deren Inhalt das bekannte Bild etagenartig übereinander gelagerter Scheiben von Fleischprismen[1] bietet, getrennt durch eine in der Querrichtung der Faser mächtigere, in der Längsrichtung spärliche homogene flüssige Substanz. Wie alle Muskeln enthalten auch diese ausser den genannten als die eigentlich contractilen zu bezeichnenden Substanzen noch einen für die Kraftleistung, wie es scheint, minder wichtigen Bestandtheil, der nach der heute unangefochtenen Meinung Aller als Rest ehemaliger Bildungszellen aufgefasst wird. Er besteht aus Kernen mit deutlicher doppelt contourirter Membran, klaren Inhalts, oft mit Kernkörperchen versehen, aus Blasen ohne deutliche Umhüllung von verschiedener Gestalt, aus Körnern und aus einer feinkörnigen, breiartigen Masse. Diese Masse kann sehr verschieden im Muskelinnern vertheilt sein, bald in einzelnen kurzen Streifen, die sich in allen Tiefen der Faser präsentiren, bald in langen Bändern, welche zwischen contractiler Substanz und Sarkolemma gelagert sind, oft auch im Centrum einen durch die

---

1) Die Scheiben werden in der Literatur nach einer von Bowman eingeführten Bezeichnung Discs, nach Rollett Hauptsubstanzscheiben genannt. Die Fleischprismen wurden bisher gleichfalls nach Bowman als sarcous elements bezeichnet.

ganze Länge der Faser verlaufenden Canal erfüllend. Viele Muskeln der Crustaceen enthalten diese Masse sogar als einen continuirlichen überall zwischen Sarkolemm und Muskelsubstanz gelegenen Cylindermantel. Die Anhäufungen der geschilderten Elemente können ferner entweder einzeln für sich ohne Zusammenhang mit den übrigen bestehen, oder durch die ganze Muskelfaser zusammenhängen, indem das, was im Centralkanale liegt, entweder durch radiär gestellte Brücken an die Randtheile greift, oder indem die flach unter dem Sarkolemma gelegenen Massen an den natürlichen Enden der Muskelfasern untereinander und mit den entfernter gelegenen zusammentreten.

Das geeigneteste Object zur Erknnnung der motorischen Nervenendigung scheinen die Insektenmuskeln zu sein. Man bedient sich am besten der Muskeln des grossen schwarzen Wasserkäfers (Hydrophilus piceus), der dem nahe verwandten Dytiscus marginalis vorzuziehen ist, und nimmt nicht die in den Beinen enthaltenen Muskeln, sondern die im Thoraxraume gelegenen grossen ungefärbten Bündel, welche sich mit breitem Ansatze zu den Thürflügelartig eingelenkten Oberschenkeln begeben. Schneidet man den Muskel durch plötzliche Scheerenschnitte an beiden Insertionen ab, so gewinnt man ein Präparat, das allenfalls ohne Zusatz, sonst in dem Blute des Käfers auch in NaCl Lösung von $^1/_2$ pCt. nach sanfter Bearbeitung mit Nadeln viele wohl isolirte Muskelfasern liefert. Dieselben sind durch Bindegewebe gar nicht, nur durch Nerven und Tracheen aneinander geheftet, die beide sehr leicht zerreissen. Unter den Nerven findet man viele ausserordentlich dicke Primitivfasern von deutlicher membranöser, darunter von sehr blasser, blasiger, stellenweise auch höchst fein granulirter markiger Hülle umgeben, während der axiale Theil fibrilläre Struktur erkennen lässt. Durch sehr entwickelte Theilungen, die mit den Ramifikationen der Blutgefässe höherer Thiere wetteifern können, entsenden die dicken Nervenfasern feinere und feinste Aestchen zu den Muskelfasern, von welchen jede eine erstaunliche Anzahl wirklicher Enden enthält. Man sieht besonders die mittleren Strecken der Muskelfasern an allen Seiten ihres Umfanges mit Reihen von trichterförmigen Fortsätzen, hohen und niedrigeren Hügeln besetzt, deren Gipfel immer dem Eintritte eines Nervenästchens entspricht. Die Letzteren scheinen stets nur e i n e axiale Fibrille, e i n e n Axencylinder zu enthalten, aber es ist in den meisten Fällen möglich hart unter dem Gipfel des Nervenhügels Theilungen derselben in zwei stark divergirende Aeste zu bemerken, welche eine Strecke weit

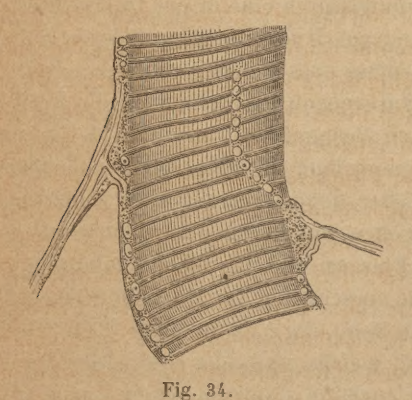

Fig. 34.

Fig. 34. Muskelfaser mit zwei Nervenenden von Hydrophilus piceus.

im Hügelinhalte zu verfolgen sind. Von der an sich schon sehr blassen Markmasse des Nerven ist an den Enden Nichts mehr zu bemerken, das Bild der zum Muskel mitgelangenden Scheide ist also durch Nichts getrübt. Wer dasselbe sehen mag, wird nicht zweifeln, dass die Nervenscheide continuirlich in das Sarkolemm übergeht, dass die Contouren des letzteren, die sich zu dem Trichter erheben oder über den Hügel hinziehen, continuirlich in die der Nervenscheide fortlaufen, mit andern Worten dass Nervenscheide und Sarkolemma zwei communicirende Röhren darstellen. Man mag das Nervenende gelagert finden wie man will, auch am Querschnitte der Muskelfaser, oder an dem optischen Querschnitte, den man erblickt, wenn eine umgebogene Muskelfaser die Beugungsstelle nach oben kehrt, stets führt die Beobachtung unweigerlich zu diesem Schlusse.

Die Gestalt der Nervenansätze kann sehr verschieden sein, bald spitz, trichterartig, bald hügelig und abgestumpft, bald ganz flach, Formen, welche unstreitig durch Ziehen an den Nerven, das die Präparation nicht auszuschliessen vermag, zu Stande kommen. Indess sieht man, wenn auch nicht die ganz spitzen Trichter, so doch Hügel von erheblicher Höhe an Muskelfasern, deren Nerven gar nicht gezerrt worden, so an flachen Muskelstückchen, die mit der Scheere von der Oberfläche im Zusammenhange mit den Nachbarn entnommen wurden. Wir dürfen daher das ganze Gebilde der Nervenausstrahlung als Nervenhügel bezeichnen und seinem Entdecker zu Ehren als den Doyère'schen Hügel benennen. Wo immer ein Nerv enden mag, wird man finden, dass die contractile Substanz unter dem Nervenhügel mit der zweiten Inhaltsmasse, den Kernen, Körnern, Körnchen u. s. w. belegt ist. Für diejenigen Muskelfasern, welche einen ganzen Mantel dieser Substanz besitzen, ist dieses Verhalten selbstverständlich, allein es wird auch da gefunden, wo die meisten Streifen jener Masse nicht unmittelbar unter dem Sarkolemma lagern, ja wo nur eine centrale Axe davon vorkommt, begiebt sich eine Anhäufung von conischer Gestalt quer durch die contractile Substanz hindurch bis nahe an den Gipfel des Doyere'schen Hügels, und wo lange schmale Züge hart unter dem Sarkolemm liegen, verlassen diese ihre sonst stets geradlinige Richtung, um bogenförmig in den Hügel einzumünden. Der Hügel hat an seiner Basis zuweilen nur einen nach einer Längsrichtung gehenden Fortsatz, häufiger jedoch erstreckt sich derselbe nach zwei Seiten hin. Was nun das Ende des in den Hügel tretenden und sich in der Regel gablig theilenden Axencylinders betrifft, so hat derselbe von den meisten Beobachtern nicht deutlich erkannt werden können. Rouget lässt denselben bei den Crustaceen sofort an der Gränze der granulirten kernhaltigen und der contractilen Substanz mit abgestumpften Spitzen, bei den Käfern erst etwas weiter laufend am gleichen Orte enden. Es wird ohne erneute Untersuchung des Gegenstandes nicht möglich sein die Frage nach dem letzten Verhalten des Axencylinders zu entscheiden. Denn bei aller Wahrscheinlichkeit, welche Rouget's Angaben über die Form der Axencylinderfortsätze besitzen, ist doch die Lage,

welche er ihnen zuschreibt, aus unten zu erörternden Gründen überraschend. Die Methoden der Gold- und Silberimprägnation, welche sich auf andern Gebieten der feineren Nervenanatomie so fruchtbar erwiesen, haben zur Entscheidung dieser Frage versucht, bis jetzt noch zu keinem schlagenden Resultate geführt.

Für die Arthropoden kann nach dem Gesagten also behauptet werden, dass jede ihrer Muskelfasern eine grosse Anzahl von Nervenenden erhält, dass die Nervenscheide mit dem Sarkolemm verschmilzt, dass die leitende und eigentlich nervöse Faser, der Axencylinder durch die Communicationsstelle beider Schläuche hindurchtrete, sich im Nervenhügel theile und dass alle Nervenhügel zum mindesten an ihrer Basis eine Sohle von Muskelbildungsmaterial besitzen, das in verschiedener Mächtigkeit in den contractilen Theil der Faser hineinragen kann. Diese Ergebnisse sind gewonnen bei Hydrophilus piceus, Dytiscus marginalis, Carabus auratus, Silpha obscura, Melantha vulgaris, Geotrupes stercorarius, Trichodes apiarius und alvearius, Musca domestica, Tabanus bovinus, Bombus, — Tegenaria, Argyroneta aquatica, — Astacus fluviatilis, also bei allen drei Klassen der Arthropoden.

Die Nervenendigung bei den Wirbelthieren. A. Amphibien. Von besonderem Interesse ist die Erkenntniss der Nervenendigung bei den Amphibien, vor Allen beim Frosche, der von jeher den Physiologen zur Untersuchung der Wechselbeziehungen zwischen motorischem Nerven und Muskel gedient hat. Verschiedene Muskeln dieses Thieres sind darauf geprüft worden, der Sartorius, die Augenmuskeln, die kurzen Fasern des gefiederten Gastroknemius und der kleineren Muskelgruppen am Fusse zwischen den Zehen.

Wie bekannt nimmt in den Froschmuskeln das nicht contractile Bildungsmaterial oder der Rest desselben im Vergleiche zur quergestreiften contractilen Substanz einen sehr geringen Raum ein. Die Muskelfaser ist zwar mit Kernen der Art durchsetzt, dass sich dieselben sowohl hart unter dem Sarkolemm, wie in allen Theilen des Querschnitts vorfinden, allein sehr spärlich ist der protoplasmatische Theil, an den Polen der Kerne meist nur noch durch wenige Körnchen kenntlich, die an manchen Kernen selbst ganz fehlen können. Ohne methodische Untersuchung wird es an Froschmuskelfasern fast unmöglich sein je auf eine Stelle zu stossen, welche mit Nerven zusammenhängt; die Fruchtlosigkeit so oft an diesem Objecte wiederholter Bemühungen vor dem letzten Decennium beweist dies zur Genüge. Nach den Erfahrungen über den Zusammenhang der Nerven mit den von Sarkolemm umkleideten quergestreiften Muskelfasern der Wirbellosen, war es indess mehr als eine Hypothese, wenn man davon ausging, die Sache müsse sich dennoch im Wesentlichen gleich verhalten bei allen Thieren, und so auch bei den Wirbelthieren, überall wo Nerven den Contractionsvorgang auslösen. Um zu entscheiden ob jede Muskelfaser mit mindestens einer Nervenfaser irgendwo verknüpft sei, brauchte man sie nur in ihrer vollen Länge schonend zu isoliren und ihre ganze Oberfläche ge-

nau zu betrachten. Dieser Anforderung wird genügt durch die von BUDGE erfundene Isolirungsmethode mittelst eines Gemisches von chlorsaurem Kali und Salpetersäure, das VON WITTICH zweckmässig modificirte, indem er empfahl, die Muskeln mit derselben Mischung nach vorheriger starker Verdünnung zu erwärmen. Noch zweckmässiger ist es, das intermuskuläre Bindegewebe durch 24stündiges Einlegen in äusserst verdünnte schweflige Säure erst zur Quellung zu bringen und dann durch mehrstündiges Erwärmen auf etwa 40° C. in Leim überzuführen und zu lösen. Die Isolation der Muskelfaser geschieht alsdann durch heftiges Schütteln mit Wasser im Probirröhrchen. Auf diese Weise lässt sich jeder Muskel vollkommen in seine einzelnen Fasern zerklüften. Capillargefässe, die derselben öfter noch anhängen, sind durch Abpinseln zu entfernen. Man entdeckt nun bei der Durchmusterung solcher isolirter Muskelfasern in ihrer ganzen Länge immer mindestens eine Stelle, welcher ein meist vielgetheilter Nerv fest anhaftet, an langen Muskeln, z. B. an dem Sartorius viele, welche mehrere solche Stellen besitzen, während die kurzen Fasern aus dem Gastroknemius in der Regel nur eine Nervenverknüpfungsstelle aufweisen. An denselben Präparaten ist der Uebergang der Schwann'schen Nervenscheide in das Sarkolemm in der Profillage ohne Weiteres zu beobachten.

Um die Nervenendigung, wie bei den Arthropoden, am frischen, noch lebenden und zuckenden Muskel zur Anschauung zu bringen, sind die Fasern des Gastroknemius zu isoliren. Unschwer erkennt man in dem aufgebrochenen und auseinandergezerrten Muskel den zu seiner Faserung senkrechten Verlauf der kleinsten Nervenstämmchen an den sie begleitenden schwarz pigmentirten Gefässen. In dieser Gegend treten dann die Endästchen ab, und wenn man nun einzelne Muskelfasern, nachdem sie vorher bündelweise an beiden Enden mit den Sehnen durchschnitten, mit der Pincette heraushebt, so ist man ziemlich sicher das gewünschte Object zu erhalten. Dasselbe ist ohne Zusatz oder in 0,5 pCt. NaCl Lösung zu untersuchen, worin die Muskeln lange erregbar bleiben; auch Humor aqueus und das Serum des Frosches sind zu verwenden. Kurz vor dem Durchtritte des Nerven in das Sarkolemm pflegt sich derselbe vielfach zu theilen und sogenannte Nervenendbüsche zu bilden, deren sehr kurze Aeste selten den Querdurchmesser der Muskelfaser übertreffen und welche in allen denkbaren Richtungen zur Axe der Muskelfaser orientirt liegen können. Die Zahl der Aeste erster Ordnung beträgt selten mehr als 5, die der zweiten Ordnung bis 10 und 12. Bis unmittelbar an den Ansatz des Nerven, begleitet ihn seine Markumhüllung und die Schwann'sche Scheide, von welchen die erstere ohne wesentliche Zuspitzung stumpf aufhört. An Profilbildern ist keinerlei Trennung zwischen dem Contour des Sarkolemms und dem der häutigen Scheide zu sehen, ja die platten und granulirten Kerne derselben können hier nicht selten bis in Theile verfolgt werden, die Jeder schon dem Sarkolemm zurechnen wird, das sonst beim Frosche bekanntlich kernlos ist. Es kann keinen besseren Beweis als diesen für die Continuität der beiden membranösen Röhren geben.

An der Stelle, wo das Nervenende brüsk absetzt, findet sich beim Frosche keine hügelige Erhebung, und auch nur in sehr seltenen Fällen, wenn nämlich der Nerv hier, wo er übrigens am leichtesten abzureissen scheint, starker Dehnung ausgesetzt war, zieht sich das Mark ein wenig zurück, so dass ein kleiner leerer Trichter über den Rand der Muskelfaser hervorragt. Unter dem Sarkolemm erkennt man als Fortsetzung der nun marklos gewordenen Nerven schmale ziemlich weit und parallel mit der Muskelfaseraxe sich erstreckende Fasern, deren Breite die feinsten markhaltigen Aeste oft etwas übertrifft. Diese Fasern bilden zwischen contractiler Substanz und Sarkolemm ein zierlich gemustertes Bild, sie theilen sich bisweilen, entsenden Aestchen von nahezu gleicher Breite, aus denen wieder dann einige parallele hervorgehen. Das ganze System, welches sie bilden, pflegt drei bis viermal so lang zu sein, als der quere Durchmesser der Muskelfaser. Niemals umfasst es die ganze Peripherie der contractilen Substanz, und niemals treten die Aeste in die Tiefen derselben ein. Ohne Zweifel hat man hier eine intermuskuläre geästelte Ausbreitung des Axencylinders vor sich, es ist der axiale Theil der markhaltigen Nerven, der allein unter das Sarkolemm gelangt und der hier das Bild eines weitmaschigen zum Theil aufgefaserten Geflechtes erzeugt. Die Fasern desselben scheinen theils drehrund, theils abgeplattet zu sein; sie sind sehr durchsichtig und von zarten meist glatten Contouren begränzt, doch sieht man dieselben an einzelnen Stellen auch fein gezähnelt. Gute Instrumente zeigen mit aller nur wünschenswerthen Schärfe, dass die Enden der intermuskulären Axencylinder nie diffus getrübt

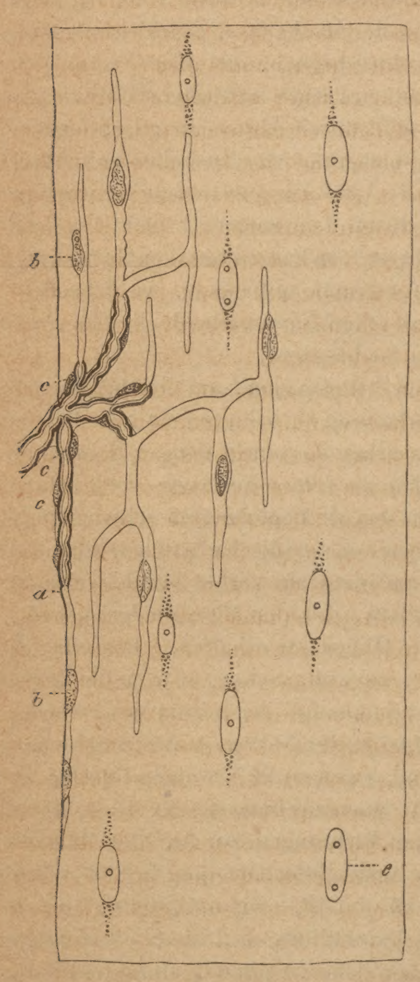


Fig. 35.

Fig. 35. Motorische Nervenenden vom Frosch. Der Deutlichkeit wegen sind die Querstreifen der Muskelfasern nicht mit abgebildet. Bei *a* der Nervendurchtritt durch das Sarkolemm im Profile gesehen. Der übrige Theil der intermuskulareu Axengliederverbreitung ist nach verschiedenen Einstellungen des Focus entworfen. *b b* Nervenendknospen. *c c c* Kerne der Schwann'schen Scheide. *e* Muskelkerne.

oder körnig aufhören; überall ist das Ende eine deutlich abgerundete Spitze. Hie und da sind die Axencylinder etwas verbreitert, und auf solchen Stellen gewahrt man in der Regel kleine stark granulirte Körperchen, deren Grösse etwa in der Mitte steht, zwischen der der Kerne in der Schwann'schen Scheide und den allbekannten Muskelkernen. Dieselben sind von birnförmiger Gestalt, tragen spitze Enden gegen das Ende der Axencylinder gerichtet, und finden sich nicht nur an den verbreiterten Stellen des Letzteren, sondern auch noch hie und da an andern Orten, immer aber dem Axencylinder dicht anliegend. Schon mit den gewöhnlichen Vergrösserungen, am besten bei Anwendung sehr starker Objective und eines sehr schwachen Oculars erkennt man in diesen Nervenendknospen feinere Structur. Ein dünner geschlängelter Faden, welcher sich vom Axencylinder abhebt und der in einzelnen Fällen selbst zum längeren Bande wird, verläuft in der Länge der Knospen, um in dem spitzen Ende mit einer kleinen Anschwellung aufzuhören. Dies ist Alles, was bis heute über die Endigung der Nerven bei den Amphibien wahrgenommen worden; die Muskeln der Tritonen, der Kröten, des Proteus und des Salamanders verhalten sich denen des Frosches gleich. Nirgends existirt bei diesen Thieren etwas von der körnigen und kernhaltigen Unterlage, welche der Nerv bei den Arthropoden im Muskel findet. Wohl kann ein Muskelkern mit spärlichem Protoplasma sehr nahe an dem intramuskulären Axencylinder liegen, aber eine besondere, dieser Stelle entsprechende und abweichende Lagerung dieses Antheiles des Muskelinhaltes findet sich nie. Was die Lagerung der Endknospen, wie diese Gebilde nur ihrer Form wegen genannt wurden, betrifft, so scheinen dieselben entweder neben den Nerven in gleicher Ebene zu liegen oder, wie in den meisten Fällen, auf den Letzteren zwischen ihnen und dem Sarkolemm. Endständig, wie der Verfasser einzelne anfangs glaubte gesehen zu haben, scheinen sie nicht auf dem Axencylinder vorzukommen. Die Bedeutung der Nervenknospen ist weder im physiologischen noch im morphologischen Sinne irgendwie aufgeklärt, das Wahrscheinlichste dürfte sein, dass sie Kerne ehemaliger Bildungszellen des Nerven und des Muskels vorstellen und demnach auch in ihrem Bau etwa den Kernen von mit Nerven verbundenen Zellen in der Oberhaut der Froschlarven zu vergleichen seien, welche Hensen beschrieben hat. In den Kernkörperchen dieser kernhaltigen Zellen endet nach Hensen die embryonale Nervenfaser; das kleine birnförmige Knöpfchen am Ende des centralen Fadens in den Nervenknospen würde dann dem Kernkörperchen entsprechen.

Obwohl kein Zweifel darüber herrschen kann, dass auch beim Amphibium die Nervenscheide mit dem Sarkolemm ein Continuum bildet, woraus unabweislich folgt, dass der Inhalt der Ersteren, wenn er sich überhaupt noch weiter erstreckt, unter dem Sarkolemm liegen müsse, ist diese Lehre doch vielfach auf Widerspruch gestossen. Durch Versuche lässt sich indess unzweifelhaft darthun, dass die hier vorgetragenen Angaben richtig sind. Man kann in frischen isolirten Muskelfasern durch HCl von 0,1 pCt. den ganzen

Inhalt in eine fliessende Flüssigkeit verwandeln, indem man nicht nur das erst geronnene Muskelplasma, sondern auch den grössten Theil der Fleischprismen in eine Syntoninlösung überführt. Wie bekannt, bewegt sich alsdann der ganze Muskelinhalt mit Leichtigkeit im Sarkolemma hin und her, wenn man Sorge trägt, dass das Lumen des Letzteren offen erhalten bleibt, indem man Abplattungen durch Druck vermeidet.

An so behandelten Muskelfasern lösen sich die intermuskulären Axencylinder erst mit den Spitzen, dann in grösserer Ausdehnung fast mit der ganzen Länge vom Sarkolemm los und senken sich in die Tiefe des Rohres, so dass sie beim Bewegen der Flüssigkeit pendelnd umherflottiren. Noch durch ein anderes Verfahren ist es Cohnheim gelungen denselben Beweis zu führen. Er behandelte frische nur einmal in Säure getauchte Muskelfasern flüchtig, mit einer schwachen Lösung von salpetersaurem Silber, wusch sie mit Wasser ab und liess sie sich am Lichte schwärzen. Ein feiner silberhaltiger Niederschlag bildete sich hierbei in Form dünner Membranen zwischen dem Muskelcylinder und dem Sarkolemma, der nach der Einwirkung des Lichtes den Muskel mit einem unter dem Sarkolemm gelegenen schwarzen Mantel umzog. In diesem Silbermantel wurde nun die ganze intermuskuläre Nervenvertheilung als weisse Silhouette sichtbar, zum Zeichen, dass hier zwischen Sarkolemm und contractiler Substanz etwas eingeschoben sein musste, und das waren die intermuskulären Axencylinder. Der Versuch ist noch in mancher anderen Hinsicht interessant, denn erstlich findet man noch vor der Schwärzung das Bild der Nervenendigung in überraschender Deutlichkeit, da die feine aus Silberniederschlägen bestehende Haut selbst dann schon Alles was Nerv ist mit deutlicheren Grenzen umzieht und ausserdem giebt er ein Mittel, leider bis heute das einzige, für einige Monate wenigstens Muskelpräparate mit Nervenendigungen zu conserviren. Endlich aber zeigt er, dass zwischen Sarkolemma und Axencylinder einerseits, zwischen diesen und der contractilen Substanz andererseits, eine mit Silberlösung unter den Umständen, die der Versuch zufällig realisirt, nicht fällbare capillare Schicht vorkommt, etwas Anderes als das, was die ganze contractile Substanz nach dem Sarkolemm hin sonst überall umkleidet. Die Versuche den Nerven im mit verdünnter HCl behandelten Muskelrohre flottiren zu lassen, machten das Erstere schon wahrscheinlich, denn man sieht dabei, dass sich die Axencylinder nur nach und nach, mit den Spitzen beginnend, vom Sarkolemm trennen, an das sie sehr fest geklebt zu sein scheinen; das Zweite muss indess noch wichtiger erscheinen, weil es auf eine innigere Berührung zwischen Nerv und contractiler Substanz, als zwischen dieser und dem Sarkolemm deutet.

Ueber die Methoden der Untersuchung ist hier hinzuzufügen, dass dieselben vornehmlich in der Anwendung der äussersten Sorgfalt bestehen, denn es handelt sich hier um eines der schwierigsten Gebiete der gesammten mikroskopischen Technik, auf welchem die Histologen noch bis heute zu keiner Einigung gelangen konnten, wie das der kurze geschichtliche Abriss am Ende dieses

Aufsatzes belegen wird. Es ist nicht genug die Muskelfasern noch zuckenden Muskeln zu entnehmen, sondern man muss auch dafür sorgen, dass sie unter dem stets auf Stützen ruhenden Deckglase auch isolirt allenfalls noch zucken können. Todtenstarre Fasern sind gänzlich unbrauchbar, ebenso solche, welche um ihre Axe gedreht oder welche irgendwie gequetscht worden. Behandlung mit etwas concentrirteren Säuren lässt vom intermuskulären Nerven nichts übrig, als streifig angeordnete Bröckel, äusserst verdünnte Säuren, so Essigsäure von 0,5 pCt., HCl 0,1 pCt., machen das Bild zwar nicht klarer, aber sie zerstören es auch nicht; nur die Endknospen erweichen darin in ganz eigenthümlicher Weise, indem sie sich pinselartig auffasern, ein Verhalten, das ganz im Gegensatze steht zu der bekannten Schrumpfung der Muskelkerne und der der Schwann'schen Scheide, und das am besten die Verschiedenheit der Besatzkörperchen des Axencylinders von jenen Gebilden beweist.

Die Nervenendigung bei den Fischen ist bisher noch wenig untersucht worden; man hat durch einzelne der für die Amphibien erprobten Methoden jedoch nachweisen können, dass auch hier die Nerven durch das Sarkolemm treten und an der Stelle des Uebergangs die Markscheide verlieren. Die einzigen ausführlicheren Untersuchungen, welche über die Endigung bei Torpedo ocellata angestellt worden, finden in dem Folgenden Erwähnung.

B. Reptilien, Vögel, Säuger. Auch bei diesen Thieren lässt sich durch die Isolirungsmethode mittelst der Budge'schen Mischung die feste Verknüpfung der Nerven mit den Muskelfasern nachweisen, denn wenn die Blutgefässnetze, welche das Säuregemisch erhält, bereits durch Pinseln entfernt worden sind, bleibt hartnäckig ein kurzer, oft getheilter Nervenstumpf an der Faser haften. Genauere Aufschlüsse über die Art der Nervenendigung gab aber erst eine Untersuchung von Rouget, der den Doyère'schen Hügel zuerst bei den Eidechsen dann bei den Warmblütern nachwies. Rouget bestätigte den bereits vor ihm geführten Nachweis des Durchtretens der Nerven durch das Sarkolemm, der Verschmelzung desselben mit der Schwann'schen Scheide, aber er fügte die wichtige Beobachtung nach Untersuchung an frischen Muskeln, wie sie namentlich bei den Reptilien leicht auszuführen, hinzu, dass unter der Nerveneintrittsstelle ganz wie bei den Arthropoden sich Ansammlungen von Kernen und granulirter Substanz als Füllungsmasse des Doyère'schen Hügels befinden. Dennoch existirt in den Muskeln dieser Thiere kein solcher Reichthum an Kern- und Protoplasmahaltigem Bildungsmaterial, wie bei den Arthropoden, dasselbe scheint hier in grösserer Anhäufung nur noch unter dem Nervenende vorzukommen. Nach Rouget ist die breiartige Masse mitsammt den darin liegenden Kernen die eigentliche Endigung des Nerven, der Axencylinder wandelt sich in dieselbe um und berührt in diesem umgewandelten Zustande mit kreisförmiger oder auch elliptischer flacher Basis die contractile Substanz, deren Cylindergestalt er mantelartig eine Strecke weit, aber niemals ganz und im vollen Kreise umgreift. Reihen von Kernen und körniger

Substanz, welche wie bei den Arthropoden sich lang durch den Muskel hinziehen, fehlen dagegen bei den Eidechsen und den Warmblütern gänzlich. Rougets Beobachtungen fanden bald Bestätigung und Krause dürfte der erste gewesen sein der die Kerne des Nervenhügels ganz richtig beschrieb und abbildete, d. i. als kleine zartrandige Bläschen mit verhältnissmässig grossen glänzenden Kernkörperchen, wie sie im frischen Zustande erscheinen, während sie nach dem Absterben des Muskels und auf Zusatz von selbst sehr verdünnten Säuren runzelig und von Körnchen erfüllt werden. Nur im letzteren veränderten Zustande hatte sie Rouget gesehen und später abgebildet. Die Kerne, welche man am Nervenende sieht, sind ferner nicht alle gleich, ein Theil gehört dem Hügel an, ein anderer der Membran, die ihn bedeckt, und die letzteren sind bedeutend kleiner, flacher, zeigen selten ein deutliches Kernkörperchen und sind immer fein punktirt oder trübe. Sie liegen in der Membran, wie Krause gezeigt hat, und dürften als Kerne der Schwann'schen Scheide zu betrachten sein, welche letztere, zur Hügelmembran erweitert, sich anschickt in's Sarkolemm überzugehen.

Demgemäss findet man diese Art der Kerne nur auf dem oberen Theile des Hügels, so dass sie schon ihrer Lage nach nicht mit den bläschenförmigen, welche nur der Basis oder doch dem dem Muskel zugekehrten Theile des Hügels zukommen, zu verwechseln sind. An Zahl weit geringer, liegen die kleinen, trüben Kerne unregelmässig in der Hügelmembran vertheilt, während die bläschenförmigen Kerne mehr oder minder deutlich um den Rand der Basis angeordnet sind. Mit ihren längeren Axen stehen diese kleinen Ellipsoide endlich meist radiär zur Axe der Muskelfaser orientirt. Ihre Grösse unterliegt nur geringen Schwankungen, bei den Eidechsen sind sie nur um wenig grösser als die Muskelkerne, von denen sie sich jedoch durch die etwas weniger gestreckte Form und das seltenere Vorkommen zweier Kernkörperchen unterscheiden, bei den Warmblütern dagegen übertreffen sie die Maasse der Muskelkerne bedeutend.

Alle denkbaren unregelmässigen Gestalten des Nervenhügels findet man besonders an den Muskeln der Reptilien, hohe und niedrige, solche mit langer elliptischer oft sehr gestreckter Basis, oft solche mit nahezu kreisförmiger oder von der Form eines an den Winkeln abgestumpften Parallelogramms. Die länglicheren sind immer die flachsten, sie bilden bisweilen kaum eine Hervorragung an der Muskelfaser, wenn diese das Nervenende auch im Profile zeigt. Bei den Warmblütern, wo die Basis des Nervenhügels nahezu kreisförmig ist, sind die Hügel ebenfalls sehr flach, Verhältnisse, welche wir nur kurz erwähnen, da sie von untergeordneter Bedeutung sein dürften.

Wie bekannt verändern sich die Muskeln der Warmblüter ungemein schnell nach dem Tode, und dass dabei so zarte Organe, wie die Nervenenden in ihnen ebenfalls cadaverösen Veränderungen unterliegen, darf nicht Wunder nehmen. Untersuchungen über den feineren Bau derselben hatten daher mit den Reptilien zu beginnen, deren Muskeln ähnlich, wie die der Amphibien, besonders

bei niederer Temperatur, erstaunlich lange erregbar bleiben. An den Muskeln der Eidechsen, Lacerta agilis und L. viridis ist es nun in der That nicht schwer zu erkennen, in welcher Weise der Nerv im Doyère'schen Hügel endet. Die granulirte Masse, welche denselben sammt ihren Kernen erfüllt, bildet nur die Basis oder eine Sohle des Nervenendes, während dieses selbst aus einer durchsichtigen, nicht granulirten Platte, der Nervenendplatte, oder der motorischen Nervenplatte besteht. In welchem Stadium des Absterbens man die Muskeln untersuchen mag, immer wird man im Nervenhügel, und dies gilt auch für die Warmblüter, ausser den früher genannten Dingen noch etwas Drittes finden, nämlich Bläschen verschiedener Gestalt, die klar und durchsichtig, blass contourirt und frei von Kernkörperchen sind. Dieselben sind Produkte der sich sehr leicht, wahrscheinlich durch die postmortale Säurebildung im Muskel verändernden Nervenplatte.

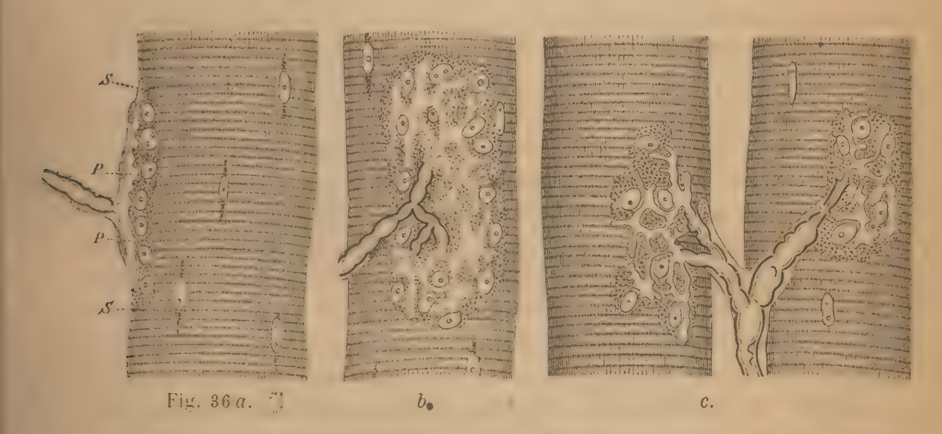


Fig. 36 *a*. *b*. *c*.

Aus dem noch zuckenden Oberschenkel der Eidechse entnommene wohl isolirte Muskelfasern zeigen zunächst ein ganz ähnliches Verhalten des endenden Nerven, wie die Froschmuskeln; handelt es sich um dickere Muskelfasern, so finden sich auch fast eben so reich verästelte Nervenbüsche, wie dort. Unschwer wird man irgend einen der Aeste so gelagert finden, dass der Eintritt im Profile zu sehen ist, so dass auch hier kein Zweifel über dieses Verhältniss nach der Beobachtung am lebensfrischen Objecte bleiben kann. Die Platte dagegen wird besser übersehen und erkannt beim Anblicke von der Fläche, in welcher zunächst nur die Kerne auffallen. Zwischen diesen erscheint indess in blassen Zügen ein Bild von überaus prachtvollen Formen, ein zierliches Muster pa-

Fig. 36. Muskelfasern mit Nervenendigungen von Lacerta viridis.
Fig. 36 *a*. Im Profil gesehen. *P P* die Nervenendplatte. *S S* die aus granulirter Masse und Kernen bestehende Sohle der Platte.
Fig. 36 *b*. Dasselbe in der Aufsicht von einer ganz frischen Muskelfaser, deren Nervenende vermuthlich noch erregbar ist. Die Formen der mannigfach verzweigten Platte sind im Holzschnitte nicht durch so zarte und blasse Contouren wiederzugeben, dass sie der Wirklichkeit entsprechen könnten.
Fig. 36 *c*. Dasselbe wie es nach dem Tode des Nervenendes, sowie zwei Stunden nach Vergiftung mit grossen Dosen Curare erscheint.

ralleler Linien, welche bald längere Stränge, bald buchtige Platten umrahmen, die ihrerseits wieder durchlöchert sind. Ist die Muskalfaser tetanisch verkürzt. so erscheint die Platte Jabotartig gefaltet, ihre sanft welligen Ränder sind eckig und geknickt. An der Peripherie finden sich auch schmale schwach keulenförmig endende Fortsätze. Einstellungsversuche am Mikroskope lehren in gleicher Weise von Profilbildern, dass die Platte hart unter der Hügelmembran und dicht über der granulirten Schicht des Hügels liegt, denn erst beim Einstellen auf die Tiefe taucht die Mehrzahl der glänzenden Kerne auf. Einige der letzteren liegen jedoch mit einzelnen Theilen der Platte in gleicher Ebene. wo sie in den Löchern oder zwischen den faltigen Rändern derselben sammt der sie umgebenden granulirten Masse Platz finden. Das geschilderte Bild ist ein ungemein zartes und blasses und nur ein geübtes Auge wird es an ganz frischen noch zuckenden Muskelfasern erkennen. So sieht man es z. B. an den sehr dünnen Hautmuskeln von Coluber natrix, die man ohne Präparation ganz unter das Mikroskop legen kann und welche immer einige Nervenenden an einzelnen der Oberfläche zugewendeten Fasern aufweisen. Da diese Muskeln auf Reizung ihres feinen Nerven zur Zeit der Beobachtung noch in ihrer ganzen Breite zucken, so kann man mit Sicherheit schliessen, dass das blasse und zarte Bild der Endplatten durchaus dem lebenden Zustande nicht allein des Muskels, sondern auch des Nerven, um dessen Endigung es sich handelt, entspricht. Dieses Bild wird nun, falls die Muskelfaser in der Ruhe abstirbt, immer deutlicher und schärfer, indem die Contouren der Platte anfangs ohne eigentliche Abänderungen ihrer Form einfach schärfer werden. Da einzelne ausgeschnittene Fasern indess selten im Zustande physiologischer Ruhe absterben, sondern vor dem Eintritte der Starre in tetanische Verkürzung verfallen und dann in diesem Zustande durch die Coagulation fixirt bleiben, so wird man nur selten auf dieses erste Stadium, welches die beste Anschauung verschafft, stossen. Zweckmässig ist es daher die Muskeln erst im Cadaver absterben zu lassen und sie in jenem Stadium zu untersuchen, wo sie noch nicht bis zur Trübung erstarrt sind. Es scheint, dass übrigens die deutlichere Umrahmung der Platten schon vor dem Muskeltode auftritt, nämlich zur Zeit des Nerventodes, in jenem den Physiologen bekannten Stadium, wo der Nerv den Muskel nicht mehr zu erregen vermag, während dieser selbst aber noch reizbar gefunden wird. Man kann diesen Zustand bekanntlich auch durch Vergiftung mit Curare unter langer Erhaltung der Muskelreizbarkeit erzeugen und bei Anwendung grosser Dosen und hinlänglicher Vergiftungsdauer unter nachweislicher Lähmung der letzten Enden des motorischen Nerven. So vergiftete Muskeln zeigen in der That als optisch nachweisbaren Effect die schärfere Contourirung der Nervenendplatte, die demnach der sichtbare Ausdruck für die eingetretene Lähmung zu sein scheint. Es mag sich dabei um eine minimale Schrumpfung der Platten oder um ein nicht messbares Zurückweichen der granulirten Sohlensubstanz von den Plattenrändern handeln, welches hinreichend ist die Veränderung des Bildes zu erzeugen.

Ist der Muskel ganz erstarrt, seine Reaction sauer geworden, so ändern die Contouren der Platte auch ihre Form, das Nervenendorgan wird immer faltiger und gekerbter, und endlich schnürt es sich zu einzelnen Kugeln, Bläschen oder irgend welchen unregelmässigen oft recht wunderlichen Formen ab. Alle diese Veränderungen können auch durch allmählige Einwirkung sehr verdünnter Säuren schnell herbeigeführt werden, und so, dass kein Unterschied von den gewöhnlichen cadaverösen Erscheinungen bemerkbar wird, wenn man zur Verdünnung der Säuren nicht Wasser, sondern Serum nimmt, um damit die quellende Wirkung zu vermeiden. Hierin dürfte ein Beweis liegen, dass die späteren cadaverösen Veränderungen der Nervenendplatte von der postmortalen Säuerung des Muskels abhängen.

Was bisher für die Eidechsen- und Schlangenmuskeln angeführt wurde, gilt nun in gleicher Weise für die Muskeln der Warmblüter und auch für die des Menschen. Man wird zwar kaum menschliche Muskeln in so frischem Zustande zerfasert unter das Mikroskop befördern können, dass sie noch von den daran hängenden Nerven zu erregen wären, allein man hat sie doch aus amputirten Gliedern so wohl erhalten betrachten können, dass die Endplatte in ihrem Nervenhügel noch verhältnissmässig wenig verändert, wenigstens nicht bis zur Zerklüftung ihrer Theile abgeschnürt erschien. An den Muskeln der Säuger und Vögel sieht man die Platten sofort, nur soll man sich vor dem zu raschen Eintritte der Starre hüten, was leicht gelingt durch Abkühlen der Präparate auf 0^0 und Untersuchung in Serum derselben Temperatur auf abgekühlten Gläsern. Mit der Starre, welche hier fast immer den tetanischen Zustand überfällt, hört das Object auf brauchbar zu sein, besonders weil die darunter liegende Muskelfaser sich zu sehr trübt. Da die Enden der Muskelnerven bei diesen Thieren fast momentan mit dem Aufhören der Blutcirculation gelähmt werden, so darf es nicht auffallen, dass die Platte auch in den frischesten Präparaten der Warmblüter sehr scharf umrandet gefunden wird.

Ueber die Dicke der Platte und ihre Beziehungen zu den angrenzenden Theilen muss man sich durch methodische Beobachtungen Aufklärung zu schaffen suchen. An kleinen Nervenhügeln schmaler Muskelfasern erscheint sie im Profilbilde als eine dünne, nach oben etwas conisch aufgebauchte und so in den markhaltigen Nerven hineinragende Leiste mit welligem gegen die Sohlensubstanz gekehrtem unteren Rande, und hier gewöhnlich in ihrer ganzen Ausdehnung auf dieser Masse ruhend, also von der contractilen Substanz durch eine Schicht, die an Dicke ihr selbst fast gleichkommt, getrennt. In vollkommen gelungenen Querschnitten gefrorener Eidechsenmuskeln sieht man sie dagegen in Gestalt unregelmässiger bohnenförmiger Figuren, die stellenweis allem Anschein nach direct an die Fleischprismen stossen. Solche Präparate heben besonders jeden Zweifel über das relative Lagenverhältniss der contractilen Substanz, der granulirten Substanz des Nervenhügels, der Platte und des Sarkolemms, die unzweideutig in dieser Reihenfolge übereinander liegen. Auch über die Dicke der Platte geben die Querschnitte gefrorener Muskeln mit

ihren Nervenhügeln einigen Aufschluss, sie zeigen, dass dieselbe im Ganzen nicht unerheblich ist, in den mittleren Theilen nahezu so gross, wie der kurze Duchmesser eines Kernes ihrer Sohle, an den Rändern und den gelappten Ausläufern jedoch weit geringer, so dass man diese Querschnittsantheile bereits für Körner der Sohle nehmen könnte, wenn ihr helles Aussehen nicht dawider spräche.

Mit Osmiumsäure versetzte Präparate zeigen den Nerven bis zum Gipfel des Nervenhügels blauschwarz, wie mit Tinte gefärbt, die contractile Substanz die Platte und deren Sohle hellgelb, Fettkörnchen im Muskel braun tingirt, Reactionen, welche beweisen, dass die ganze intramuskuläre Nervenendigung der charakteristischen Bestandtheile des Nervenmarkes entbehrt.

Die Nervenendplatte kann auch isolirt zur Anschauung gebracht werden, freilich nicht ausserhalb des Muskels, aber doch ohne andere Umgebung und Unterlage als die eines klaren Muskelserums. Vereinzelte Muskelfasern der Eidechse in Serum unter dem Deckglas eingekittet zeigen häufig auf der Höhe der Todtenstarre derartige Zusammenziehungen des Muskelgerinnsels, dass grössere Ballen desselben in aufgebauchten Stellen des Sarkolemms zwischen anderen schmäleren und nur von Muskelserum erfüllten Strecken des Rohres auftreten. Finden sich die letzteren leeren Stellen am Orte des Nerveneintritts, so hängt die Platte frei im Lumen des Sarkolemm's, und es ist bemerkenswerth, dass ihr alsdann die aus Protoplasma und Kernen bestehende Substanz der Sohle des Nervenhügels noch anhaftet. Weitere Untersuchungen scheinen daher nothwendig, um über den Zusammenhang der beiden Inhaltsbestandtheile des Nervenhügels Aufschluss zu erlangen.

Wie aus dem bisher Mitgetheilten erhellt, sind die Bilder der motorischen Nervenendigung so verschieden, dass es schwer gelingen dürfte schon heute ein der Wirklichkeit im Wesentlichen entsprechendes Schema zu construiren, das für alle Thiere den Endapparat nach seiner physiologischen und morphologischen Bedeutung wiedergiebt. Nach Doyère soll der blasse durchsichtige und nicht körnige Nerv von Milnesium tardigradum sich an der Peripherie in einen feinkörnigen Hügel umwandeln und hiermit die gleichfalls blasse, ungetrübte, nicht quergestreifte Muskelfaser umgreifen, auch eine Strecke weit ihre Kante begleiten können. Diese Angaben sind durch eine neue sorgfältige Untersuchung des Bärthierchens von Greeff vollkommen bestätigt worden. Derselbe fand ganz das aus Doyère's Tafeln so lange bekannte Bild wieder, entdeckte aber ausserdem in den kleinen Nervenhügeln fast immer einen

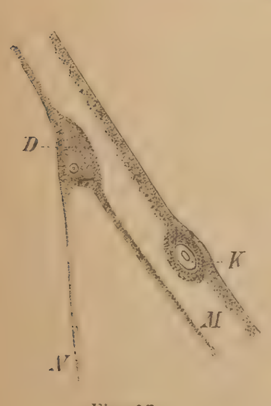


Fig. 37.

Fig. 37. Nervenende von Milnesium tardigradum nach Greeff. *M* Muskelfaser. *K* Muskelkern. *D* Doyère'scher Hügel. *N* Nerv.

kleinen sphärischen Kern und sehr vereinzelt auch etwas grössere, sehr spärlich von punktirtem Protoplasma umgebene Kerne, welche dem Muskel angehören und welche meist weit von den Nervenenden entfernt liegen. Auch Greeff vermochte weder an dem Nerven noch am Muskel etwas der Schwann'schen Scheide oder dem Sarkolemm Entsprechendes aufzufinden.

Was einzelne Beobachter über die Endigung an nicht gestreiften Muskeln der niedersten Thiere oder an den glatten Muskeln der Wirbelthiere beobachteten, ist schon am geeigneten Orte erwähnt worden. Ueber die Endigung an den bis heute für ungestreift gehaltenen Muskeln von Helix pomatia und Bowerbankia berichtet Trinchese. Nach ihm tritt in die grossen Muskelfaserzellen der Fussmuskulatur von Helix pomatia etwa in der Mitte ein feines Nervenfäserchen ein, theilt sich gleich innerhalb derselben in zwei Aeste, die als lange, gegen das Ende meist korkzieherartig gewundene Fäden, bis zu beiden spitzen Enden der Muskelfaser reichen. Im Centrum unter der Theilungsstelle findet sich eine ellipsoidische Anhäufung feinkörniger Substanz. Bei Bowerbankia, deren Muskeln Trinchese gleichfalls als glatte Bänder beschreibt, sah er jedoch nur einen schwach conischen Ansatz der etwas breiteren Nervenfaser, in dem Conus und an der den Muskel berührenden Basis derselben fand sich nur die körnige Materie mit einem sphärischen Kerne nebst Kernkörperchen.

Es fragt sich nun, was das Wesentliche an der motorischen Nervenendigung sei. Der Verfasser zweifelt nicht, dass dasselbe in den Arthropodenmuskeln bisher am wenigsten bekannt sei. Rouget giebt zwar an, dass es ihm gelungen, als Fortsetzung des Axencylinders ein System verzweigter Fäden im Nervenhügel zu erkennen und es dürfte an der Existenz dieses Systemes wohl kaum zu zweifeln sein, allein die weitere Angabe Rouget's, der diesem Theile allein nervöse Bedeutung zuschreibt, wie es vor ihm bereits für die Endplatten in Deutschland geschehen war, dass jenes verzweigte Fasersystem unter der kernführenden Plattensohle liege, scheint dem Verfasser durchaus der Bestätigung zu bedürfen. Engelmann, der ebenfalls Arthropodenmuskeln untersuchte, bildete im Gipfel ihrer Nervenhügel eine nicht körnige, glashelle, fast blasige Masse ab, welche viel eher das Analogon der bei den Reptilien und den Säugern gefundenen Nervenendplatte zu sein scheint und wie diese zum grossen Theile gegen die contractile Substanz hin von der granulirten Sohle umgrenzt wird. Sollte diese Vermuthung sich bestätigen, dass auch bei den Arthropoden eine nicht körnige Platte oder nur ein dem intramuskulären Axencylindersystem der Amphibien ähnliches Gebilde, und darauf scheinen Rouget's Angaben wohl zu deuten, über der granulirten kernhaltigen Sohle vorkommt, so wäre die erwünschte Einigung erzielt, es gäbe dann zunächst eine Art der Nervenendigung, die mit motorischen Endplatten in Nervenhügeln, ruhend auf einem kernhaltigen Protoplasmapolster oder einer Sohle, und eine zweite Art, wie bei den Amphibien, denen die Sohle fehlt, und

mit sehr gestreckter, faserartig verzweigter Platte. Allein die Amphibien besitzen die Endknospen, von denen nur Cohnheim ein Analogon an den Platten der Eidechse gefunden zu haben angiebt, nämlich kleine granulirte hier mehr kugelförmige Besatzkörperchen, hinsichtlich welcher die Untersuchungen von Neuem aufzunehmen sein dürften. Greeff hat zuerst die Ansicht ausgesprochen, dass die Endigung bei Milnesium einer sich an die Muskelfaser anschmiegenden, flach ausgezogenen Ganglienzelle vergleichbar sei. Dies auf die höheren Thiere übertragen, würde für diese bedeuten, dass ihre Nerven mit einem Haufen von Ganglienzellen, entsprechend der vorhandenen Anzahl von Kernen, oder in eine vielkernige Ganglienzelle, auch vielleicht in verschmolzene Ganglienzellen, d. i. in eine gangliöse Endplatte vordringen. Wir kommen mit solchen Annahmen indess nicht wesentlich weiter, denn selbst wenn sie richtig sind, wird man für diese terminalen Ganglienzellen ebenso versuchen müssen die feinere Structur aufzudecken, wie für die centralen und andere, und wenn wir von diesen auch bereits manches wissen, wie z. B. dass sie theilweise fibrilläre Structur besitzen, so wissen wir doch vor der Hand von den in den Muskeln endenden Nerven mehr: wir kennen die Platte mit ihren seltsamen vom darunterliegenden Protoplasma scharf abstechenden Formen. Man darf die Hoffnung nicht aufgeben ihrem Analogon überall in allen Nervenhügeln zu begegnen, ja selbst in dem winzigen Nervenhügel von Milnesium dürften verbesserte Methoden und Instrumente dasselbe, wie überhaupt noch feinere Structuren entdecken lassen, als wir heute ahnen mögen.

So lange man den granulirten Inhalt des Nervenhügels für die eigentliche Fortsetzung des Axencylinders nahm, wie es heute noch Rouget für die Säuger und Reptilien thut, ohne den Widerspruch zu bemerken, wenn er sich für die Arthropoden entschieden und ausdrücklich dagegen erklärt und auf das lebhafteste betont, dass nur das von ihm angegebene Fasersystem nervös, Alles übrige, d. h. die granulirte Masse und die Kerne nur accessorisch seien, so lange konnte allerdings die Meinung entstehen, dass der Nerv continuirlich in die contractile Substanz übergehe. Allein diese Annahme wurde schon morphologisch widerlegt durch die Beschaffenheit der Nervenendigung beim Frosche, denn wenn es irgend ein leicht zu constatirendes Factum auf diesem Gebiete giebt, so ist es das stets und immer scharfe und deutliche Ende der intramuskulären Axencylinder der Amphibien. Physiologisch ist die Annahme ebenfalls und seit lange widerlegt, denn nachweislich wirkt der Muskel gar nicht auf die Nervenfaser: die Leitung der Erregung geht wohl vom Nerven zum Muskel, aber niemals umgekehrt und für dieses Verhalten liefert die Nervenendigung, wie wir sie jetzt kennen, das sichtbare Bild. Immerhin mag eine feinere Ausstrahlung der Platte zwischen die Körnchen ihrer Sohle stattfinden, als wir uns heute anzunehmen getrauen, und es spricht ja Manches dafür, wie z. B. das innige Haften beider Theile aneinander, auch wenn der Hügelinhalt am Muskel keine Stütze mehr findet. Dass alsdann die Sohlensubstanz einen continuirlichen Uebergang zur contractilen vermittele, ist und

bleibt von der Hand zu weisen, da es Muskeln giebt, welche dieser Einrichtung gänzlich entbehren, nämlich die der Amphibien.

Bei dem heutigen Stande der Angelegenheit dürften sich unsere Erfahrungen zusammenfassen lassen wie folgt:

In allen quergestreiften Muskeln endet der Nerv unter dem Sarkolemm unter Verschmelzung der Schwann'schen Scheide mit dem Letzteren. Die Markscheide begleitet den Axencylinder bis zu dieser Stelle. Das Ende des Axencylinders entspricht immer einer Ausbreitung mit bedeutend vermehrter Oberfläche, welche stets durch eine flach ausgebreitete Verzweigung gebildet wird. Diese Nervenendplatte ist bald mehr membranartig, bald einem Fasersysteme vergleichbar. In den meisten Fällen ruht die Platte auf einer Sohle von Kernen und feinkörnigem Protoplasma, in andern Fällen fehlt dieser Rest und die Nervenplatten besitzen dann sogenannte Nervenendknospen. Niemals dringt die Nervenendigung in's Innere des contractilen Cylinders ein und nie umfasst sie seine ganze Peripherie. Kurze Muskelfasern pflegen nur eine Nervenendigung zu erhalten, lange Fasern mehrere.

Als hypothetisch mag hinzugefügt werden, dass die Plattensohle Reste eines für die Entwicklung des Muskelgewebes und des Nervengewebes wichtigen Bildungsmaterials darstellt, und dass den Nervenendknospen vielleicht hinsichtlich des Nervengewebes die gleiche Bedeutung zukommt.

Geschichte und Literatur. In dem Vorstehenden wurde der Gang der Darstellung im Allgemeinen so gehalten, dass er zugleich die geschichtliche Entwicklung unserer Kenntnisse über die Nervenenden in den Muskeln wiedergab. Diejenigen Forscher, welche etwas wesentlich Neues über den Gegenstand zu Tage gefördert, sind daher bereits genannt, allein es bleibt hier, nachdem die Frage fast während eines Decenniums zu lebhaften Controversen Anlass gegeben, noch Einiges nachzutragen.

Auf wenigen Gebieten der Histologie hat sich methodische, stets von der Hypothese zu beginnende Arbeit fruchtbarer erwiesen, als in der Frage nach dem Zusammenhange von Nerv und Muskelfaser. Die neuere Zeit hat unzweideutig die Morphologie den Werth dieses Verfahrens, das allen übrigen Wissenschaften bereits zu bewusstem Eigenthum geworden, auch im eigenen Hause gelehrt, und das hier behandelte Beispiel wird vielleicht mit dazu dienen können, auf die Vortheile aufmerksam zu machen, die die Histologie, die ebenso weit nach der Morphologie wie nach der Physiologie übergreift, von beiden Gebieten entlehnten Hypothesen zu erwarten hat.

Wir lassen hier die älteren Arbeiten, so weit sie sich noch auf dem unfruchtbaren Gebiete der Nervenschlingen bewegen, unerörtert.

In demselben Jahre, als Savi[2] seine wichtige Beobachtung der Theilung von Nervenprimitivfasern im electrischen Organe des Zitterrochens in einer wissenschaftlichen Versammlung zu Florenz mittheilte, entdeckte Doyère[1] die Endigung des motorischen Nerven bei Milnesium tardigradum. Gelegentlich äusserte Remak[3] dann, dass ihm beim Säugethiere die Nerven mit feinen die Muskelfasern umspinnenden Netzen blasser Fasern auf der äusseren Fläche des Sarkolemms zu enden schienen. Quatrefages[4] bestätigte die Doyère'sche Entdeckung für Eolidina. 1844 fanden E. Brücke und Joh. Müller[5] die Theilung der Nervenprimitivfasern zuerst in den Muskeln (vom Auge des Hechtes), R. Wagner[6] das gleiche Factum in M. hyo-

glossus des Frosches. Hierauf bestätigte Kölliker[7] wieder die Doyère'sche Endigungsform der Nerven für eine Chironomuslarve, Reichert[8] die Theilungen am Brusthautmuskel des Frosches, wo er durch Zählungen fand, dass wenige Nervenfasern mehr Theilungsäste liefern, als die Zahl der zu versorgenden Muskelfasern beträgt. Wiederum wurde dann Doyère's Endigung bestätigt von Meissner[9] für Mermis und Ascaris, von Wedl[10], Walther[11] und Munk[12] für mehrere Nematoden. Aehnlich wie Remak äusserte sich später Schaafhausen[13], der die ganzen Muskelfasern umspinnende Netze von feinen durch Carmin zu färbenden Fasern gesehen zu haben glaubte. Zu dieser Zeit wurde jedoch zuerst die oben geschilderte Endigungsweise in den Muskeln der Insekten aufgefunden [14], [15] und da hier die Endigung an sarkolemmführenden Muskeln unter der Membran erwiesen worden, blieb die von Schaafhausen vertretene Ansicht auch für die ähnlich gebauten Wirbelthiermuskeln vorerst unwahrscheinlich. Gleichwohl fand dieselbe an Beale[16], [17] einen energischen Vertreter, der für den Frosch namentlich zu dem Schlusse kam, dass die Nerven in verhältnissmässig breite, kerntragende Fasern ausliefen. Da die Methode der Isolirung von ihm nicht befolgt wurde und er seine Präparate stark mit Carmin färbte, so konnten Beale indess Verwechselungen in dem Gewirre der den Muskel durchziehenden accessorischen Gewebe getäuscht haben. Untersuchungen an isolirten Muskelfasern des Frosches [18], [20] führten jetzt zur Auffindung der intramuscularen Axencylinder und deren Endknospen. Das für ein Wirbelthier hier zum ersten Male erwiesene Durchtreten der Nerven durch das Sarkolemm wurde dann zuerst bestätigt von Margo[19], der den Axencylinder jedoch in ein die contractile Substanz überall und namentlich in allen Tiefen durchziehendes System von Kern- und Kornfasern enden liess. Margo's Angaben, die er weiterhin auch auf die Arthropoden ausdehnte[27], haben nirgends Anklang gefunden, dieselben beruhten offenbar auf Täuschungen, erzeugt durch die bekannten reihenweis geordneten interstitiellen Körnchenreihen, welche in so vielen Muskeln vorkommen. Inzwischen schloss sich Kölliker[21] wieder der Beale'schen Auffassung an, mit dem Zusatze jedoch, dass der Nerv öfter wirklich freie Enden zeige, nicht wie Beale meinte, in völlig geschlossene Netze ausmünde. In dieser Meinung schloss Kölliker, der übrigens offenbar zuerst den intramusculären Axencylinder des Frosches wiedergesehen hatte, [25], [26], dass die Endknospen desselben Kerne der Schwann'schen Scheide seien. Krause[24] und Rouget[29] traten ihm in allen Punkten bei. Während Beale für alle Thierklassen bei seiner ersten Meinung verblieb[28], trat nun Rouget mit seiner Entdeckung des Nervenhügels bei den Reptilien und den Warmblütern hervor[29], welche im Wesentlichen bestätigt wurde von Krause[31], Engelmann[34], [38] und dem Verfasser[39], [40], von Letzterem mit besonderem Nachdrucke, weil Krause dem Nervenhügel eine ganz andere Deutung gegeben hatte, denselben ausserhalb des Sarkolemms verlegte, die Kerne als sämmtlich in der Membran gelagert beschrieb und das ganze Gebilde mehr als ein den Nervenkolben analoges, rings von der Nervenscheide sackartig umschlossenes Organ darstellte. Der Widerspruch, den Krause in dieser Hinsicht auch gegen die Beschreibungen von Rouget, Waldeyer[35], Letzerich[37] und Engelmann aufrecht erhielt[36], wurzelte in der Anwendung unsicherer Methoden, namentlich in dem Versuche, eine scharfe trennende und für das Sarkolemm zu haltende Linie zwischen der contractilen Substanz und der Sohle der Platte zu erzeugen, was ihm gelang durch Coagulation des Muskels in Kalibichromat oder durch Anlegung von Querschnitten an getrockneten Muskeln. Die so erzeugten Linien liegen indess nachweislich unter dem Sarkolemm. Es ist denkbar, dass jedoch Krause und vielleicht auch Letzerich, wenn Verfasser diesen Autor recht verstanden, im Nervenhügel die ersten Andeutungen der Nervenplatte wahrgenommen haben,

was Krause als blasse kolbig endende Terminalfaser beschrieben, kann ein Stück oder ein optischer Längsschnitt der Platte gewesen sein, was Letzerich im Aussehen zerflossenem Wachse vergleicht, die Platte selbst. Bei der ersten Untersuchung der Reptilienmuskeln in Deutschland wurde jetzt im Nervenhügel die Nervenplatte als das nächste und eigentliche Endorgan des Axencylinders erkannt[47] und zugleich festgestellt, dass die bisher dafür genommene granulirte und kernhaltige Masse nur die Sohle der Platte sei. Was Rouget, Engelmann, Waldeyer und Krause als Nervenplatte bezeichneten, behielt zweckmässiger den Namen Nervenhügel (Doyère's Cône), um den sonst sehr passenden Terminus Endplatte für die eigentliche, auch der Gestalt nach durchaus den Namen verdienende Nervenendigung damit zu erhalten. Die Platte als wesentlicher Inhaltsbestandtheil des Nervenhügels wurde bald auch an den Muskeln der Warmblüter und des Menschen gefunden[48]. Für den Frosch waren inzwischen Rouget[43] und Krause[41] nach dem Vorgange Waldeyer's, der auch hier einen Nervenhügel gesehen zu haben glaubte, anderer Ansicht geworden, Krause beschrieb an den Froschmuskeln äusserst winzige, nach seiner Meinung ebenfalls aussen auf dem Sarkolemm liegende Nervenhügel, zu welchen sich lange blasse und schmale Nervenfasern begeben sollten, während Rouget den Nerven einfach stumpf am Sarkolemm enden liess unter Verschmelzung der Schwann'schen Scheide mit dem Letzteren. Weder ein Nervenhügel noch irgend welche Fortsetzung des Axencylinders sollte nach Rouget im Froschmuskel vorhanden sein. Augenscheinlich war beiden Forschern die eigentliche intramusculäre Endigung wiederum entgangen, Krause hatte an Präparaten, deren Nerven stark gedehnt und deshalb sehr verschmälert worden, die kleine dabei trichterförmig gewordene Ansatzstelle mit dem letzten Kerne der Schwann'schen Scheide für den Hügel genommen, Rouget offenbar die ganze Ausbreitung des nicht mehr markhaltigen Nerven übersehen, nachdem er sich an die so unendlich viel schärferen Bilder der Eidechsenmuskeln gewöhnt hatte. Indess war es schon früher Engelmann[38] gelungen, die lang gedehnte Ausbreitung des intramusculären Axencylinders beim Frosche zu bestätigen, mit der Modification jedoch, dass den Endknospen die feinere Structur abgesprochen wurde, und dass eine körnige Sohlensubstanz auch hier unter dem Axencylinder vorkomme, welche einen continuirlichen Uebergang der nervösen zur contractilen Substanz vermittle. Die Gründe gegen die letztere Annahme, welche Engelmann für die Muskeln aller Thiere aufstellte, sind oben bereits erörtert; hier sei deshalb nur hinzugefügt, dass seine Beschreibung der körnigen Masse beim Frosche entschieden irrthümlich ist. Die eingehendste Bestätigung der im Texte gelieferten Beschreibung der Nervenendigung beim Frosche erfolgte mittelst der Silbermethode durch Cohnheim[46, 60], ebenso die der Nervenendplatte im Doyère'schen Hügel, die in der That in mit Silber geschwärzten Muskeln als ein herrliches, weisses Muster auftritt. Derselbe Autor zeigte auch, dass die von Krause[58] mittelst ziemlich concentrirter Salzsäure bewirkte Isolirung von Nerven mit daranhaftenden Resten des Nervenhügels nicht als ein Beweis der Lage des Hügels aussen auf dem Sarkolemm anzusehen sei, da die Säure unter den von Krause eingehaltenen Bedingungen, nämlich der Concentration und der Zeit der Einwirkung, das Sarkolemm auflöst, den Muskel folglich entblösst und damit den Zusammenhang von Nerv und Muskelfaser aufhebt. Die Existenz der Endplatte wurde von Rouget[56] und auch von Krause späterhin energisch bestritten, das ganze Bild derselben für ein freilich bisher nicht beachtetes cadaveröses Gerinnungsphänomen ausgegeben, dem gegenüber Rouget von Neuem betonte, die wahre Endigung des Axencylinders im Nervenhügel bestehe in seiner Umwandlung zur granulirten mit Kernen durchsetzten Masse. Bald jedoch zog Rouget diese Ansicht für die Arthropodenmuskeln, besonders für die der Crustaceen zurück, indem er

hier offenbar ein Analogon der Platte, oder mindestens der mehr aus Fasern bestehenden Endigungsweise beim Frosche auffand. Es mag neuen Untersuchungen vorbehalten bleiben, zu entscheiden, ob Rouget's Angaben, dass dieses Fasersystem, aller Analogie bei den Wirbelthieren entgegen, die granulirte Plattensohle durchdringe und direkt an die contractile Substanz grenze, richtig sind. Engelmann's Beobachtungen [67] bestätigen wenigstens das Letztere ausdrücklich.

Allem Anschein nach bahnt sich jetzt eine Verständigung in der so wichtigen Frage von der motorischen Nervenendigung an, indem nämlich die Ansichten Remak's, Beale's und Kölliker's allgemein verlassen sind, und indem Rouget für die Crustaceen wenigstens eine nicht bandartige und körnige Endigungsweise des Axencylinders zugiebt. Aus der allerneuesten kurzen Publication von Krause [64] geht endlich hervor, dass auch dieser Autor für die Amphibienmuskeln seine beiden älteren Angaben aufgegeben und nun wirklich das Fasersystem der intramusculären Axencylinder gesehen hat, ebenso mittelst der Färbungsmethode durch Goldlösungen das überaus prächtige Bild der Platte in den Eidechsenmuskeln. Etwaige Beziehungen der unteren Plattenfläche zu ihrer granulirten Sohle zu entwirren mag von nun an als die nächste Aufgabe bezeichnet werden. Ueber die Angaben Trinchese's [63], welche die Nervenhügel von Torpedo betreffen, steht dem Verfasser ein Urtheil noch nicht zu. Hiernach führen die Nerven dieser Fische an ihrem Ende doppelte Scheiden, von denen nur das Perineurium in's Sarkolemm übergehen soll, während die kernhaltige Schwann'sche Scheide mit dem Axencylinder in den Hügel eindringt und den sich zu flachen Netzwerken auflösenden Axencylinder überall hin locker umkleidet. An dem so umgestalteten Axencylinder erkennt Trinchese besondere gangliöse Anschwellungen, an seinen das Netzwerk überragenden Enden wahre terminale Ganglienzellen mit Kern und Kernkörperchen; andere im Hügel noch vorkommende Kerne weist er der mit in den Muskel gelangten Schwann'schen Scheide zu. Trinchese's Abbildungen, obwohl sämmtlich nach durch verdünnte HCl stark veränderten und unzweifelhaft ihrer besten Qualitäten beraubten Präparaten entworfen, zeigen, welch schönes Material ihrem Autor zufiel, und machen es ungemein wahrscheinlich, dass demselben vielleicht die herrlichsten motorischen Endplatten, die es überhaupt giebt, in der nur an physiologisch frischen Präparaten wahrnehmbaren Zartheit und Pracht der Formen entgangen sind.

Literaturverzeichniss.

1) Doyère, Mémoire sur les Tardigrades. Ann. des sciences nat. 2de Série. 1840. Pl. 17, Fig. 1—4.
2) Savi, Études anat. sur le syst. nerv. et sur l'org. électr. de la torpille. 1844.
3) Remak, Arch. f. Anat. u. Physiol. S. 189. 1843.
4) Quatrefages, Ann. d. Sc. nat. 2de Série. 1843. T. XIX, p. 299, Pl. II, Fig. 12.
5) E. Brücke u. Joh. Müller, Joh. Müller, Handbuch der Physiologie. 4. Aufl. 1844. Bd. I. S. 524.
6) R. Wagner, Handwörterbuch der Physiol. Bd. III. S. 388.
7) Kölliker, Mikroskop. Anat. Bd. II. 1. Hälfte, S. 238.
8) Reichert, Arch. f. Anat. u. Physiol. S. 29, 1851.
9) Meissner, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. V. 1854, S. 234 u. Bd. VII. 1856. S. 26.
10) Wedl, Wiener Sitzungsberichte, Bd. VIII. S. 298.
11) Walther, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. VIII. S. 163.
12) Munk, Göttinger Nachrichten. 1858. Nr. 1, S. 11.
13) Schaafhausen, Amtl. Ber. d. Naturforscher-Vers. zu Bonn, S. 193. 1859.
14) W. Kühne, Monatsschr. d. Berl. Akad. S. 395, 493 1859.
15) W. Kühne, Arch. f. Anat. u. Physiol. S. 564. 1859, auch Myolog. Untersuch. 1860.
16) Beale, Proc. of the Royal Society, London Vol. X. S. 519. 1860.
17) Beale, Philos. Transact. p. 611—619. Pl. XXIII. rec. 19 Jun. 1860.
18) W. Kühne, Compt. rend. S. 316, 18 Fév. 1861.

19) Margo, Sitzung d. Ungar. Akad. d. Wiss. 14. Oct. 1861.
20) W. Kühne, Ueber die periph. Endorgane der mot. Nerven. Leipzig 1862.
21) Kölliker, Würzb. naturwiss. Zeitschr. Bd. III. S. 1, 8. u. 22. März 1862.
22) W. Kühne, Virchow's Arch. Bd. 24, S. 462. 1862.
23) Naunyn, Arch. f. Anat. u. Physiol. S. 481. 1862.
24) Krause, Zeitschr. f. rat. Med. Bd. XV. S. 189. 1862.
25) Kölliker, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XII. S. 149.
26) Kölliker, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XII. S. 263.
27) Margo, Ueber die Endigung der Nerven in der quergestr. Muskelsubst. Pest 1862.
28) Beale, Arch. of Med. Vol. III. p. 257. 1862.
29) Rouget, Note sur la terminaison des nerfs moteurs dans les muscles chez les reptiles, les oiseaux et les mammifères. Compt. rend. T. LV. p. 548—551. Séance 29 Sept. 1862.
30) Beale, Philos. Trans. June 19, 1862.
31) Krause, Göttinger Nachr. Nr. 2 u. 3. 1863.
32) Beale, Proc. of the roy. Soc. June 1863.
33) Beale, Quart. Journ. of microsc. Sc. S. 97. 1863.
34) Engelmann, Centralbl. f. d. med. Wiss. Nr. 19. 1863.
35) Waldeyer, Centralbl. f. d. med. Wiss. Nr. 24. 1863.
36) Krause, Zeitschr. f. rat. Med. Bd. XVIII. S. 136. 1863.
37) Letzerich, Med. Centralzeit. Nr. 37. 1863.
38) Engelmann, Unters. üb. d. Zusammenh. v. Nerven- u. Muskelfasern. Leipzig 1863.
39) W. Kühne, Virchow's Arch. Bd. 27, S. 508. 1863.
40) W. Kühne, Virchow's Arch. Bd. 28, S. 528.
41) Krause, Zeitschr. f. rat. Med. Bd. 20, S. 1. 1863.
42) Krause, Göttinger Nachr. Nr. 18. 1863.
43) Rouget, Journ. de la Physiol. Nr. 20, S. 574.
44) Beale, Quart. Journ. of Microsc. Sc. S. 302. 1863.
45) Waldeyer, Zeitschr. f. rat. Med. Bd. 20, S. 242.
46) Cohnheim, Centralbl. f. d. med. Wiss. Nr. 55. 1863.
47) W. Kühne, Virchow's Arch. Bd. 29, S. 207.
48) W. Kühne, Virchow's Arch. Bd. 29, S. 433.
49) Krause, Zeitschr. f. rat. Med. Bd. 21, S. 77.
50) W. Kühne, Centralbl. f. d. med. Wiss. Nr. 24. 1864.
51) W. Kühne, Virch. Arch. Bd. 30, S. 187. 1864.
52) Beale, Arch. of Med. Vol. IV. p. 161. 1864.
53) Beale, Transact. of the Microsc. Sc. October 1864.
54) Schönn, Anat. Unters. im Bereiche d. Muskel- u. Nervengewebes. Stettin.
55) Engelmann, Jenaische Zeitschr. f. Med. etc. I. 3, S. 322. 1864.
56) Rouget, Compt. rend. LIX. p. 809.
57) Rouget, Compt. rend. LIX. p. 851.
58) Krause, Zeitschr. f. rat. Med. Bd. 23, S. 157.
59) Schönn, Jenai'sche Zeitschr. II. S. 26.
60) Cohnheim, Virch. Arch. Bd. 34, S. 194.
61) W. Kühne, Compt. rend. 1864.
62) W. Kühne, Virch. Arch. Bd. 34, S. 412.
63) Greeff, Archiv f. mikrosk. Anat. von M. Schultze, Bd. I. S. 101.
64) Beale, Croonian lecture for 1865.
65) Moxon, Quart. Journ. of Microsc. Sc. Oct. 1866. p. 235.
66) Trinchese, Journ. de l'Anat. et de la Physiol. 1867. p. 485.
67) Engelmann, Jenai'sche Zeitschr. Bd. IV. S. 307.
68) Krause, Arch. f. Anat. u. Physiol. Heft V. S. 646. 1868.

